The Lepidopterological Society of Japan

コウモリガの雄交尾器の形態とその名称の変遷 *

上　田　恭　一　郎
九州大学農学部昆虫学教室
(812) 福岡市東区箱崎六丁目10番1号

The male genital structure of some Hepialid moths with a historical review of their terminology

KYOICHIRO UEDA
Entomological Laboratory, Faculty of Agriculture,
Kyushu University, 10-1, Hakozaki-6-chôme, Higashi-ku, Fukuoka, 812, JAPAN

I. 序

コウモリガ科 Hepialidae は日本に9種程産することが知られている (Inoue, 1954, 1960, 1976). この科は以前から多くの研究者によって研究され，その生活史と幼虫及び成虫の形態にみられる種々の "原始性" "特殊性" が強調されてきた (Hinton, 1946; Hennig, 1953; Mutuura, 1972; Common, 1975). 雄交尾器形態のみに限っても，この科を対象にした論文は数多く，コバネガ科 Micropterigidae, スイコバネガ科 Eriocraniidae とともに鱗翅目におけるもっとも「古い」群として，しばしば論議されてきたのである．これらの論文においてコウモリガ科には常に，"かけ離れた", "特化した" という類いの形容詞が多く使用されるのが通例であった．この理由のひとつとして，コウモリガ科の雄交尾器の構造が一般的な鱗翅目 (特に Ditrysia) の雄交尾器と非常に異なっていることをあげることができる．また交尾器の細部の名称に関しても，個々の研究者によってそれぞれ異なるものが使用されてきた．筆者はヤガ科の雄交尾器の筋肉系を研究するための参考としてこの科の雄交尾器を調べてみたところ，前述したような名称の混乱状況に直面し，まず従来使われてきた各形質の名称について整理する必要を痛感した．よって，本論文ではこのようなコウモリガ科の雄交尾器の研究史を概略的に紹介し，名称の整理を行なうとともに，ヨーロッパ，日本，そして台湾に産するいくつかの種の雄交尾器形態について具体的に説明したい．

稿を進めるに先だち，常日頃御指導いただく九大農学部昆虫学教室の平嶋義宏教授，森本桂助教授，本稿に対し有益な御批判をいただいた九大教養部生物学教室の三枝豊平助教授，九大農学部昆虫学教室の吉安裕助手に深く感謝の意を表する．貴重な材料を提供していただいた大妻女子大学の井上寛博士，コペンハーゲン大学の Birket-Smith 博士，福岡園芸試験場の行徳直己氏，九大農学部生物的防除研究施設の大庭道夫助手，南山大学の江本純氏，九大農学部昆虫学教室の山岸健三氏にあつくお礼申し上げる．井上博士，農技研の服部伊楚子氏からはコウモリガの学名について御教示いただき，さらに井上博士には文献の閲覧をさせていただいた．また Birket-Smith 博士からは mesosome の説明に関して有益な助言をいただき，文献を送っていただいた．あわせて感謝する次第である．

II. 各形質の名称の変遷と相同性の問題

1. EYER (1924)

コウモリガ科の雄交尾器について始めて総説的に言及したのは Eyer (1924) である．彼はこの論文の中でまず従来の鱗翅目の研究者達の各形質の名称を整理し，蜉蝣目，直翅目，脈翅目，長翅目，毛翅目の雄交尾器の一般的な解

* Contribution from the Entomological Laboratory, Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka (Ser. 3, No. 51).

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan

説を行ない，それらと鱗翅目の雄交尾器を比較している．さらにコウモリガ科，Prototheoridae, Mnesarchaeidae コバネガ科，スイコバネガ科を始めとして鱗翅目の20数科にわたる種の雄交尾器を観察し，それぞれの科の特徴を記述し，雄交尾器にもとづく科の亜群の分類を行ない，さらに鱗翅目の系統を論じているが，ここではコウモリガ科のみについて簡単に紹介しておきたい．

Eyer はコウモリガ科の中から12属32種の雄交尾器を観察し，これらを10のサブタイプに分けた．この分類方法はサブタイプ1がもっとも単純な型であり，順次複雑化していくものである．例えば，サブタイプ1の定義は「第9背板に大きな突起が存在しない；aedeagus は小さく板状で，短かいへら状の median process を有する．第8背板の後縁が突出し，2つの小さな lobe を形成する種もある．Vinculum は saccus を欠き，第8腹板はほんの僅かに骨化している」(p. 308) であり，サブタイプ2は「この群は第9背板の突起が大きくなり，penis の下方で aedeagus と融合して "suspensorium"[1] を形成することと，vinculum に小さな saccus が存在することでサブタイプ1の群と区別される」(同上) といった記述がされている．しかしサブタイプ1に含まれる種のうち *Hepialus lupulinus* (L.) はもっとも単純で，*Hepialus fusconebulosa* (De Geer) はより特化したものであるというように，各々のサブタイプ内でもかなり変化の幅があり，この分類方法はあまり明確なものではない．また彼の図は交尾器を後方から valvae を開いた状態で作図されたものであって，各部の接合状態や構造が不明確で，各部の同定にも困難なことが多い．だが前述した引用文でも明らかなように，Eyer はこの科の雄交尾器を主に Pierce (1909) の名称で説明しようと試みており，鱗翅目全体を通じての統一的な名称の確立を試みたことは特筆に値しよう．しかし彼の名称の中で aedeagus には問題があった．彼は「コウモリガ科では aedeagus は平板状で，膜質状の penis はその下面を通ってその後端に開口する」(p. 287) と述べており，この点について次の Philpott (1927) が批判を行なったのである．

2. Philpott (1927)

Philpott はコウモリガ科の9属27種の雄交尾器を観察し，ニュージランドに産する *Charagia* 属1種，*Porina* 属12種についてこの形態にもとづく検索表を作成した．Philpott の研究も基本的には Eyer と同じく Pierce の名称を用いてこの形態を説明しようとしたものであったが，彼はコウモリガ科の雄交尾器では ductus ejaculatorius が膜質のまま開口し，その周囲に骨化した aedeagus が存在しないことを正しく指摘した．Philpott はさらに Eyer が aedeagus と見誤った構造に trulleum という名称を与え，この相同性を次のように論じている．即ち「Trulleum は，常に基部で juxta の先端と蝶番状に接合し，先端は通常 tegumen の内方ないしは下部の突起と結合している」(p. 37) が，「しかし，もし trulleum が aedeagus またはそれの一部ではないとしたら，これは何を代表しているのだろうか？この器官は鱗翅目の雄交尾器内でこれまで知られているどの構造とも相同性をつけることは不可能のように思える．この構造は juxta の先端を越えたところにある結合膜 (connecting membrane) が発達したものにすぎないと示唆しておきたい」(同)．

Issiki & Stringer (1932) は *Geneustes luta*, *Ogygioses caliginosa*, *O. eurata* (彼等はこれらの種は将来 Palaeosetidae に含められるべきものと考えた) の雄交尾器で trulleum という名称を使用している．しかしこの論文では trulleum は aedeagus の一部として考察されており，Philpott の見解とは必ずしも一致するものではない．

3. Stekol'nikov (1967)

Stekol'nikov はヨーロッパに産する *Micropteryx calthella* (L.), *Eriocrania unimaculella* (Z.), *Hepialus humuli* (L.) および毛翅目の3属5種の雌雄交尾器の形態と筋肉系を報告した．Stekol'nikov はこの論文の中で交尾器諸器官の相同性を論じるとともに，それらの機能形態学 (functional morphology) 的な側面を強調し，鱗翅目内の一般的な進化傾向を論じているが，ここでは *Hepialus humuli* (L.) の雄交尾器に関する部分を主にとりあげたい．

彼も Pierce の名称を一応基本としている．しかし，*H. humuli* (L.) では tegumen は背中央部の膜質化によって左右一対の大きな骨化部 (tegminal disc) に二分され，個々の骨化部の内縁が外方にはり出して上下に各1個の鋭い lobe を形成していることを見出し，この lobe に各々 ventral, および dorsal tegminal lobe という名称

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan

を与えた．Vinculum に関しては，第8腹板と vinculum との間の膜質部が骨化したものと vinculum の腹中線部が融合することを指摘し，これが高等な鱗翅目の saccus と類似した構造であることを示している．さらに「第9腹節と valves からの派生物については，本種の交尾器もまたいくつかの appendages を含んでおり，これらと高等な鱗翅目の sexual appendages との相同性を決定することは困難である」(p. 402) と述べている．Philpott が trulleum と名づけた器官について Stekol'nikov は「よく発達した長方形の骨化部[2] が第9腹板の中央部から体内へ伸びている．この先端は後方へおりかえされて，嘴状の appendage を形成しており，その縁は ventral tegminal lobe の基部と融合している．これらの位置から，この長方形の骨化部は暫定的に fulturae[3] に属するものとされよう（便宜上）．Fultura の縁は膜質部となり，valves と結合して，さらに基部の方は背方の骨化部と結合している」(p. 402) と説明し，Philpott の意味での trulleum と juxta をあわせて fultura と名づけている．Aedeagus に関しては，骨化した aedeagus は存在しないと述べており，これは Philpott と同じ見解である．

本種の雄交尾器内の筋肉 (intrinsic muscles) としては，tegminal disc 間を走る大きな1本の横行筋 (tla), tergal sclerite と vinculum を結合する筋肉 (tla の adductor, tla1), vinculum と fultura を結合する筋肉 (tla の adductor, tla2), vinculum から valve へ挿入される valve の flexor (flv), fultura から valve へ挿入される valve の extensor (ev), そして tergal sclerite から ductus ejaculatorius へ挿入される2本の小さな筋肉 (rdej) の計6種類の筋肉が記載されている．このうち最初の横行筋を除いて残りの6本は左右対称に存在するので，本種の雄交尾器内には計13本の筋肉があることになる (Table 2 参照).

Stekol'nikov のこの論文で興味深いのは骨化部の相同性決定の規準として，筋肉のもつ意義を論じている部分である．従来，ある骨化部の相同性を論じる際に，筋肉がその相同性決定の規準となるかどうかについては多くの議論がくりかえされてきた．骨化部の機能変化に伴い，その骨化部に付着していた筋肉が別の骨化部へ付着点を移動するという現象がしばしば観察されるために，筋肉による骨化部の相同性決定は困難であるという見解もだされている．これらの見解に対して Stekol'nikov は筋肉が移動したり，その機能が本来の機能とは異なるものに変化していても，骨化部の相同性の決定規準としての筋肉を放棄するのではなく，その変化を綿密に調査していけば規準の一つとして充分に有効であると力説している (p. 406-407).

Fig. 1: Diagram of male genital structure of Hepialidae. The left side of figure shows sclerites, the right side muscles.
av; ala valva, de; ductus ejaculatorius, dr; dorsal fold, pm; processus momenti, te; tegumen, tp; twin process, tt; tabulatum, vb; valvellar base, vi; vinculum, vl; valvella. (After Birket-Smith, 1974 b)

以上の3人の著者に共通している特徴としては Pierce の名称を何らかの形でコウモリガ科にも適用しようという姿勢である．しかし我々は Pierce (1909, 1914他) の名称は高等な Ditrysia, 特にヤガ科やシャクガ科をもとに作られたものであることに留意しなければならない．Eyer の時代から交尾器の研究が進展し，観察が精度を増す毎に，Pierce の名称ではとらえきれない構造があきらかになり，それらを説明するために各々の研究者は fultura, trulleum といった用語を加えざるを得なかった．ここで，もし我々がコウモリガ科を原始的な群と考え，ヤガ科を高等な群と考えるとすれば，交尾器の部分名称の適用については逆の立場からのとらえ直しが必要となる．このような視点をいくらか持ちながら，筋肉を骨化部の相同性決定の規準とする立場をもっとも強力に，しかもいささか極端に押し進めて，鱗翅目の雄交尾器をこれまでとはかなりちがった形で解釈したのが，次の Birket-

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan

Smith である.

4. Birket-Smith (1974 b 他)

Birket-Smith (1974 a, 1974 b, 1974 c) は主にアフリカ産の11の Ditrysia の上科から約800種，さらにヨーロッパの種を中心とした Monotrysia[4] (コウモリガ科のみ) 9種，Dachnonypha (スイコバネガ科のみ) 6種，Zeugloptera (*Micropterix* 属のみ) 2種を比較することによって，鱗翅目の雄交尾器の祖先型を推察し，種々の構造の相同性を論じた. Bisket-Smith はこの論文とほぼ時期を同じくして蜉蝣目 (1971)，総尾目 (厳密な意味での Archaeognatha と Thysanura) (1974 d) の腹部の形態も検討しており，上述の論文では主に筋肉系についてこの2目との比較も行なわれている.

Birket-Smith (1974 b) のコウモリガ科の雄交尾器の形態の模式図は，Fig. 1 に示してある. 彼は *Hepialus* 属4種，*Porina*, *Trictena*, *Charagia*, *Abantiades*, *Onchopera* 5属から各々1種計9種を考察してこのような一般図を作成した. 彼の提出した各構造の名称は次のとおりである.

∘ Acrosternite (aq). Vinculum の腹中線部周辺が後方へ伸び，base plate をおおうようなプレート. Ditrysia ではほぼ saccus の腹域にあたる.

∘ Ala valva (av). 前述の研究者達がいずれも valva とみなした部分. Ditrysia では valva 腹半部，harpe 基部より先端の部分に相当する (Fig. 3 D).

∘ Antecosta (aa). Vinculum の腹中線部周辺から体腔に向かって前方へ陥入する幅の狭い帯状の突起.

∘ Base plate (bp). Vinculum の背縁部を占めるプレート. Ala valva が関節し，vinculum と融合しているがその境界は不明瞭. 中央部にぼんやりとした suture がはいることもあり，かつては対の骨化部であったことを示している.

∘ Dorsal fold (dr). Tegumen と valvellar base の間に存在するひだ状に凹んだ骨化部. 種によっては valvellar base との境界が明瞭でなくなる.

∘ Mesosome (me). 両方の valvella の基部が ductus ejaculatorius の下方で引き伸ばされたような形で一本の太い突起となったもの. 突出の程度は種によって異なり，ほとんど突出しないものもある. この突起の腹面はさ
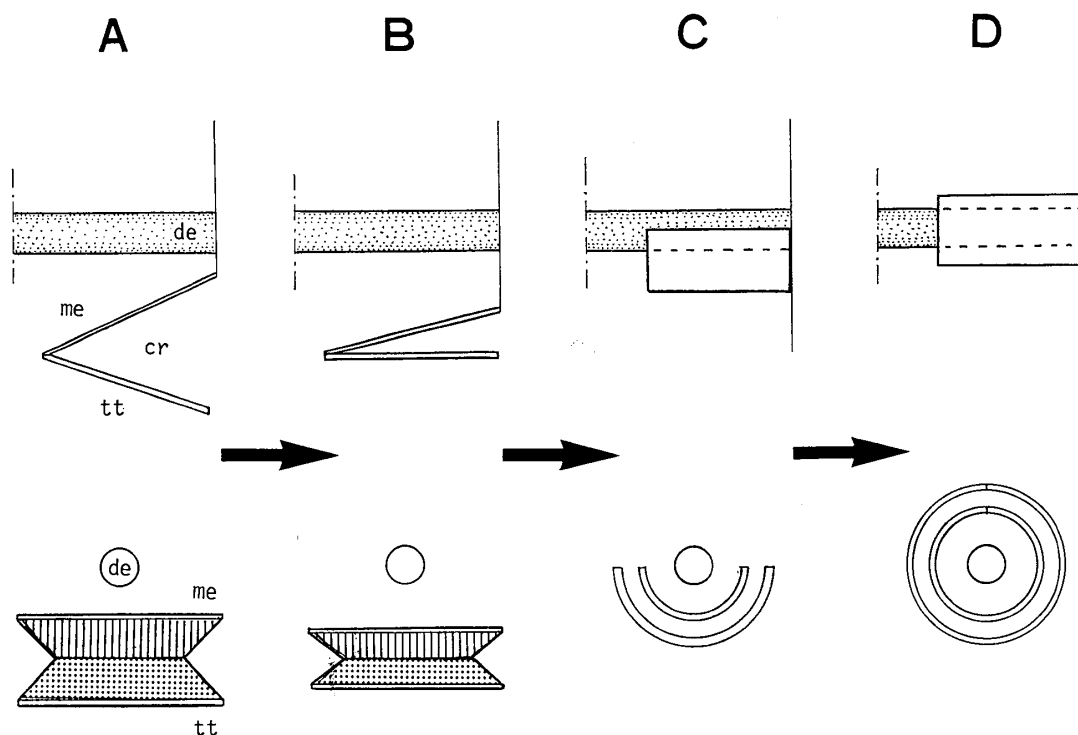
Fig. 2: Diagrams showing the assumed development of double walled phallus. (Reconstructed from Birket-Smith, 1974 b)

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan

らに体腔内部へ伸展して tabulatum と融合し，subgenital crypt の“屋根”を形成する．

∘ Processus momenti (pm).　左右一対の平たい楔型の骨化部で，valvellar base の側端，base plate の背縁および ala valva の基部背縁との間に存在する．

∘ Subgenital crypt (cr).　Mesosome と tabulatum の間の空間．

∘ Tabulatum (tt).　Subgenital crypt の腹域（“床”）を形成する一枚のプレート．後端腹縁で base plate と接し，前端背縁で mesosome の腹縁と融合する．

∘ Tegumen (tg).　Valvellar base 背方の細い帯状の骨化部．種によっては中央で分離したり，valvellar base, dorsal fold と融合して確認しにくい．

∘ Twin process (tp).　Valvella の背方にあり，これとほぼ連続している一対の骨化部．非常に小さくなる種もある．

∘ Valvella (vl).　Ductus ejaculatorius 開口部の両側方に発達する一対の突起．種によって形状はかなり変化する．

∘ Valvellar base (vb).　Valvella の基部にひろがる大きなプレート．Valvella とは明瞭な suture によって区切られていない．側方では processus momenti と，背方では dorsal fold と接するが，後者との境界は中央部付近で不明瞭となる．

∘ Vinculum (vi).　Base plate と融合するU字型の骨化部．腹中線部周辺では前方に antecosta，後方に acrosternite を生じる．

各構造の起源は次のように示されている．

∘ Tegumen —— 第9背板．
∘ Valvella —— Gonapophyses.
∘ Valvellar base
∘ Base plate
∘ Processus momenti } —— 第9節の coxopodite.
∘ Ala valva —— 第9節の telopodite.[5]
∘ Mesosome
∘ Tabulatum } —— Basis gonapophyses.[6]
∘ Vinculum —— 第9腹板.
(Acrosternite, antecosta)
∘ Twin process —— 第10節.

この名称を前述の3人の研究者の名称と比較したものが Table 1 である．交尾器内の筋肉とその付着点については Table 2 に示してある．

5.　Birket-Smith の名称の考察．

Birket-Smith は，少なくとも雄交尾器の形態に関しては，コウモリガ科が鱗翅目の中でも，もっとも原始的な構造をもつものと考えているようである．この主張の根拠を二重構造をもつ phallus の形成過程，および processus momenti の変化過程によって以下解説したい．

Ditrysia の phallus の zone より内側の部分は二重構造になっている（白水，1960参照）．これまで報告されたコウモリガ科の種[7]では，このように骨化した phallus はまったく形成されておらず，膜質の ductus ejaculatorius が直接膜状の diaphragma に開口して生殖孔をなしている．Ductus ejaculatorius の下方には mesosme の腹域部が体腔内に陥入し，tabulatum と融合して subgenital crypt を形成している（Fig. 2A)．Mesosome と tabulatum だけに問題を限定するならば，これらが互いにくっつき合うような形になり，subgenital crypt が非常に狭くなっているのがスイコバネガ科の状態である（Fig. 2B)[8]．この2つの骨化部が ductus ejaculatorius の開口部周辺を囲むような具合に上方へ曲がり（Fig. 2C)，その両端が背方で融合したならば，少なくとも

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan

Table 1: Terminologies of male genital structure of Hepialidae proposed by various authors.

Eyer, 1924	Philpott, 1927	Stekol'nikov, 1967		Birket-Smith, 1974	Ueda, 1978 (Terms used in the present paper)
tegumen	tegumen	tegumen	dorsal tegminal lobe	twin process	twin process
			ventral tegminal lobe	valvella	valvella
				tegumen	tegumen
			tegminal disc	valvellar base	
				dorsal fold	
		tegminal sclerite		processus momenti	processus momenti
suspensorium	ventral extremities of tegumen	bases of ventral tegminal lobes		mesosome	mesosome
aedeagus	trulleum	fultura		ventral wall of mesosome	ventral wall of mesosome
juxta	juxta			tabulatum	tabulatum
harpe	harpe	valva		ala valva	valva
vinculum	vinculum	vinculum		vinculum	vinculum
				base plate	
				acrosternite	
				antecosta	saccus
				subgenital crypt	subgenital crypt

Table 2: Male genital musculature of Hepialidae.
left column: The muscle numbers of Birket-Smith (1974b).
middle column: Origin and inserted point of each muscle (Birket-Smith, 1974 b).
right column: The abbrevations of muscles of Stekol'nikov (1965).
* The homology between this muscle and m1-m2 in Ditrysia is uncertain.
** This muscle is observed only in *H. humuli*.
*** Stekol'nikov shows that this muscle is divided into two parts at its apex.

	Birket-Smith, 1974	Stekol'nikov,1965
m.12*	tegumen —— twin process	
m.3**	tegumen —— processus momenti	
m.4	vinculum —— processus momenti	tla_1
m.5	base plate —— ala valva	flv
m.6	ala valva —— lateral side of subgenital crypt	ev
m.78	vinculum —— tabulatum	tla_2
m.9	processus momenti (R) —— de —— pm. (L)	rdej***
m.i9	processus momenti (R) —— pm. (L)	tla
	tegumen (R) —— te. (L)	
m.10	processus momenti —— valvella	
m.11	dorsal wall of subgenital crypt —— valvella	

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan
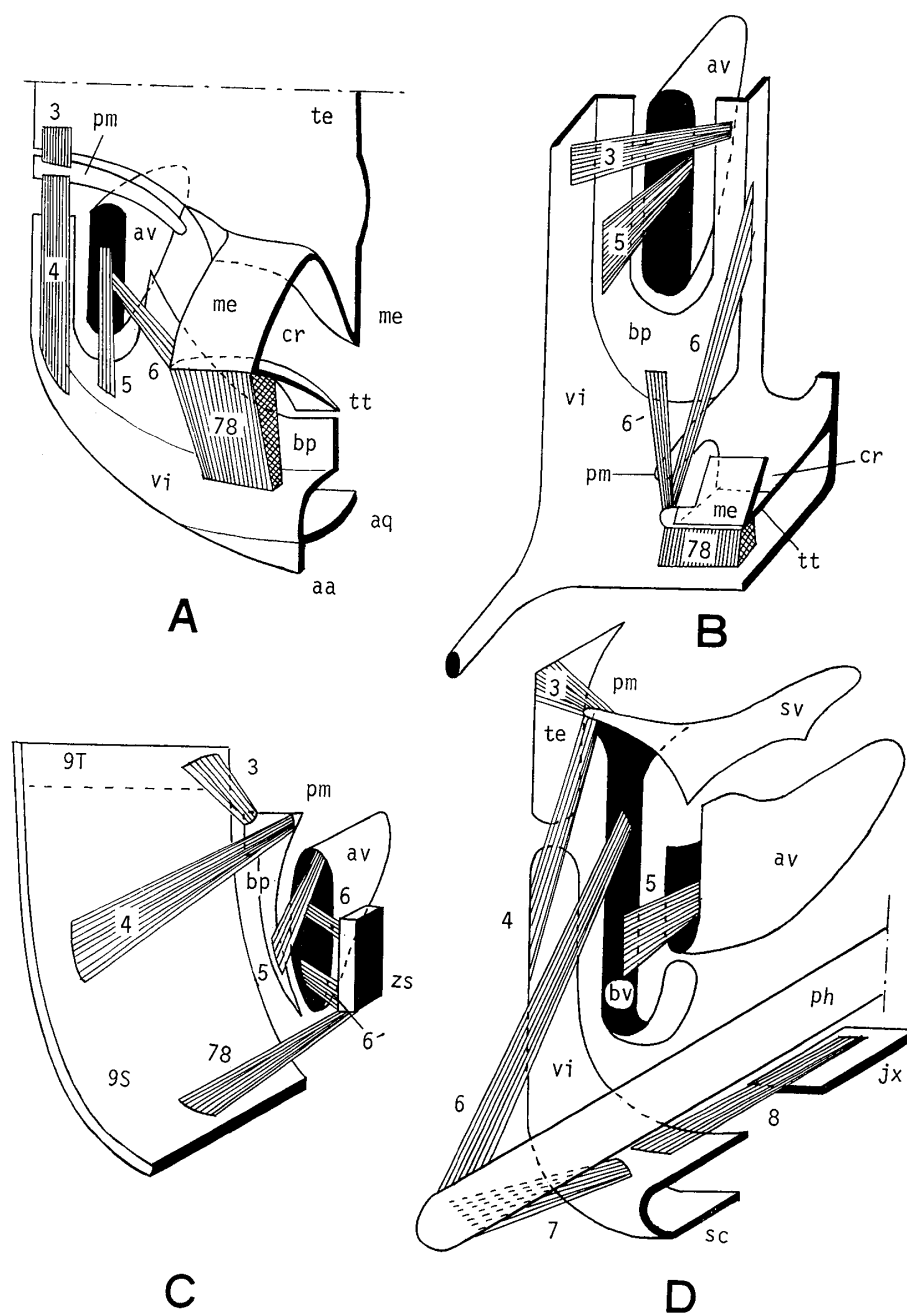
Fig. 3: Diagrams showing the sclerites and muscles around the right valvae in four families.
A: Hepialidae.
B: Eriocraniidae.
C: Micropterigidae.
D: Noctuidae.
(Reconstructed from Birket-Smith, 1974 b)

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan

zone より基方（内部）には二重構造の phallus が形成される（Birket-Smith の phallos interna）(Fig. 2D). ボクトウガ科の *Xyleutes biatra* の phallos interna の背域中央部にみられる seam 成立の起源も，このような phallus の形成過程によって部分的には説明できる.

次に processus momenti (Fig. 1, Fig. 3A) に移りたい. この骨化部はコウモリガ科では valvellar base, base plate, ala valva の間に存在する独立した細長い楔型の骨化部である. しかしその形状は実際にいろいろな種について調査してみると，ほぼ直線状のものから，腹端が前方へ直角に曲がるものまでかなりの変異を示している. この骨化部には 2 本の筋肉 m. 3, m. 4 が各々 tegumen と vinculum から挿入される. スイコバネガ科 (Fig. 3B) とコバネガ科 (Fig. 3C) では，processus momenti は base plate と融合するが，筋肉 m. 3, m. 4（スイコバネガ科では m. 4 は消失している）の付着点によってその位置が推定される. 一方 Ditrysia (Fig. 3D) では m. 3, m. 4 は我々が通常“costa の基部”ないしは“transtilla の基部”としている部分に挿入されるので，彼はこの部分を processus momenti としている. ここで注目されるのは，筋肉の相同性をまず決定し（その相同性決定の規準は明示されずア・プリオリなものである），それにもとづいて骨化部，特に融合し不明瞭になったとされている骨化部の相同性を推定している点である.

この見解に対しては種々の問題が生じてくる. だが本論文は従来使用されてきた名称の整理を行なうことを主目的としたものであるし，また筆者が観察した材料も少ないので，個々の単位形質の相同性や変化過程については今回は詳しく触れないでおく. ただ 2，3 の形質については以下に問題点を指摘しておきたい.

Fig. 4: Diagrams showing two types of mesosome in Hepialidae.
A: Mesosome, not separated from tegumen (*H. humuli*, *H. sylvina*).
B: Mesosome, separated from tegumen by membrane (*H. hecta*).

Phallus についてはコウモリガ科にみられる状態が真に原始的かどうかということがまず問題となる. この状態が原始的であるとすれば，鱗翅目の祖先種には骨化した phallus が存在しなかった状態を我々は想定しなくてはならない. 鱗翅目の「原始的」な群を比較する際には近縁群として毛翅目を参考にするのが通例であるが，彼の論議にはいかなる理由からか毛翅目についてはほとんど触れられていない. Nielsen (1957) によると毛翅目の phallus は種によって多様であるが，いずれも骨化している状態がみられる. Nielsen の論文では残念ながら phallus 内部の構造についてはあまり詳しく触れられていない. この問題をより明確にしていくためには毛翅目，脈翅目，そして鱗翅目の中でも Adelidae, Nepticulidae などでの phallus の形態の比較がもっと詳しく行なわれるべきであり，またそれらの機能の問題が解明されなくてはならない. コウモリガ科での spermatophore の挿入機構についても調査すべきことは多いと思われる（後述).

Processus momenti に関しては，Birket-Smith 自身も述べているように，tegumen と processus momenti を結合する筋肉 m. 3 は彼が調査した種のうち *H. humuli* (L.) にしか存在していない. 筆者が観察した日本産のキンスジコウモリ，コウモリガにおいてもこの筋肉は確認できなかった. さらに processus momenti が coxopodite 起源で，背板と腹板の中間に存在する独立した骨化部であるということにも問題はある. ヨーロッパ産の *H. sylvina* の processus momenti は Fig. 6 のように背縁が tegumen と融合しており，この状態はこの骨化部が背板起源であることを暗示しているようにも思える.

Mesosome については，これまでの研究者の意見がもっとも分かれている部分である. この構造はコウモリガ科の中でも必ずしも安定したものではなくて，例えばヨーロッパの *H. hecta* の構造と *H. sylvina*, *H. humuli* 等

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan

にみられる構造の間にはかなり顕著な差がみられる (Fig. 4). しかし Birket-Smith はこのような多様性については言及していない. しかも彼はこの骨化部の起源を, 鱗翅目よりはるかに原始的な総尾目の basis gonapophyses (Birket-Smith, 1974 d) にもとめている. しかし総尾目の gonapophyses 自体の相同性についてすらも以前からこれまた論議がつきない状態で (Snodgrass, 1935, 1957, Matsuda, 1957, 1958, 1976, Scudder, 1970) あり, 彼が主張するように筋肉系と神経分布のみにもとづいて, かけ離れた2つの目の構造の相同性が立証できるか否かは, 依然として問題が残る. Mesosome の機能については *H. humuli* で, 腹方の "uncus" 的な役割を果すことがヨーロッパでは観察されているといわれている (Birket-Smith 博士からの私信による).

ここで参考までにコウモリガの交尾様式について触れておきたい. Stekol'nikov (1967) によると *H. humuli* は tegumen 全体が左右に "開き", dorsal tegminal lobe と ventral tegminal lobe が雌雄交尾器の特殊な凹みに挿入され, valves が両側から雌の腹部を保持するという. 彼は bases of ventral tegminal lobes (mesosome) の役割については何も触れていないが, 上述の Birket-Smith 博士の私信から推測すると, Stekol'nikov の述べている把握機能のほかに, mesosome がさらに雌交尾器の第8腹板にかかってこれを固定するのではないだろうか. 筆者の観察した種でも tegumen 下方の付属突起はすべて外方へそり返っており, 同様に "開放型" の固定機能をもつものと考えられる. この推論は巨大な横行筋 m. 19 の存在でも裏づけられ, この筋肉の収縮によって tegumen が "開く".

Stekol'nikov はこの横行筋が存在することでコバネガ科, スイコバネガ科, コウモリガ科が単系統的と判断したが, Birket-Smith はこの筋肉は alary muscle[9] の派生物で, この状態は逆に symplesiomorphy 的なものであるとしている.

しかしながら種々の問題はあるにせよ, Birket-Smith のこの論文は鱗翅目の雄交尾器を筋肉系, 神経系も含めて包括的に論じた点で意義深いものである、彼が提唱した名称をすべての鱗翅類[10] に適用することは保留するにしても, これまでの記載用語では表現しにくい構造をもつコウモリガ科に対しては有用な名称も多いと思われる.

ただし twin process が tegumen からは独立した骨化部でしかも第10節であるとする点 (彼の論議に従えば Ditrysia の uncus は第9節背板の後縁が伸長したものになる) や tegumen と valvellar base, vinculum と base plate が各々別の起源の骨化部であるとする点は, 筆者の観察した少数の種から判断しても無理があると思われる. これらの骨化部は彼の模式図でも点線でその境界が示されており, それらをわける明白な境界線は存在しない .これらが独立の骨化部であるという根拠は, 筋肉がその部分に挿入されているということだけであって, Snodgrass の定義「すべての筋肉は原始的な状態では離れた骨化部を結合していた」をあまりにも機械論的にあてはめすぎたきらいがある. そのような筋肉 (m. 12, m. 11, m. 10) は上述したコウモリガの特殊な交尾様式とも関連して二次的に発達してきたものである可能性も充分に考えられる.

これまで述べてきた事情から, 以下の各種の雄交尾器の記載では tegumen, twin process (筆者は tegumen 背縁の突起と考えておきたい), processus momenti, valvella, mesosome, tabulatum (この骨化部はその構造, m. 78 の付着状態から考えてあきらかに Ditrysia の juxta と相同なものであるが, 筆者は mesosome との関係もあるためにここでは一応この名称を使用しておく), saccus および vinculum を使用する. Ala valva については base plate を vinculum に含めるために, これまで通り valva という名称をそのまま使用することにする (Table 1).

Ⅲ. 各種の雄交尾器

ここでは筆者が今回観察した5種の雄交尾器を簡明に記載しておきたい.

1. *Hepialus humuli* (Linnaeus) (Fig. 5)

本種はヨーロッパに広く分布するコウモリガで *Hepialus* 属の模式種である. 原名亜種 *humuli* の雄では前後翅表面が一様な銀白色であるのに対して, 裏面は褐色がかっており, 群飛中の特異なとび方によってこのような色調が独特のフラッシュ効果を生み出すといわれている. Ghost moth の英名もこれに由来していると思われる.

Tegumen は幅広く, 背縁側方部は丸味をおびる ; twin process は背縁に微小な鋸歯を生じ, 切断状になった先端に向かって細くなる ; processus momenti は直線状で, 先端部付近で不規則にひろがる ; valvella は後方へ

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan
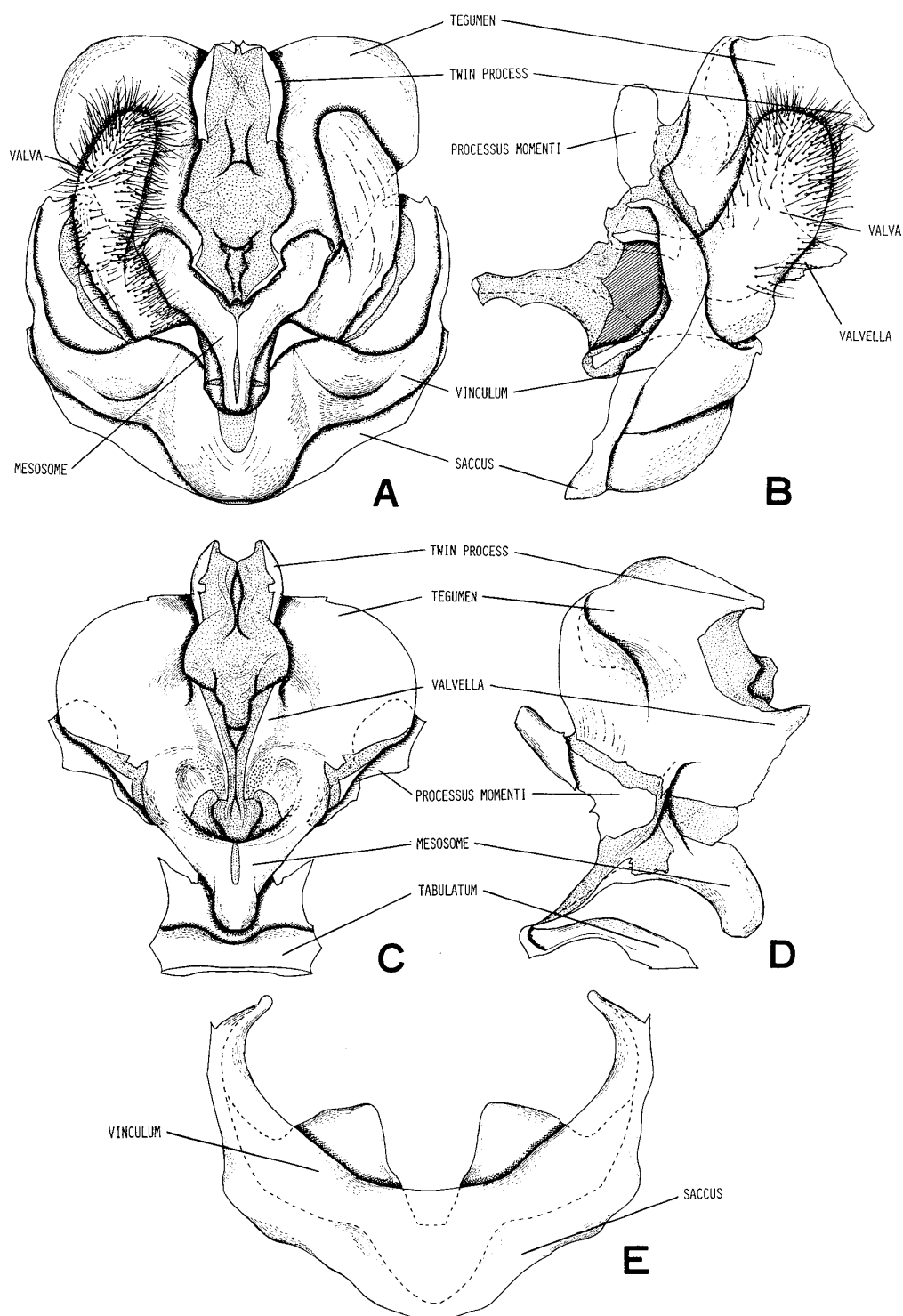
Fig. 5: Male genitalia of *Hepialus humuli* (Linnaeus).
A: Male genitalia, most of setae on right half omitted, caudal aspect.
B: Same, lateral aspect.
C: Tegumen with tabulatum, ventro-caudal aspect.
D: Same, lateral aspect.
E: Vinculum, frontal aspect.

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan
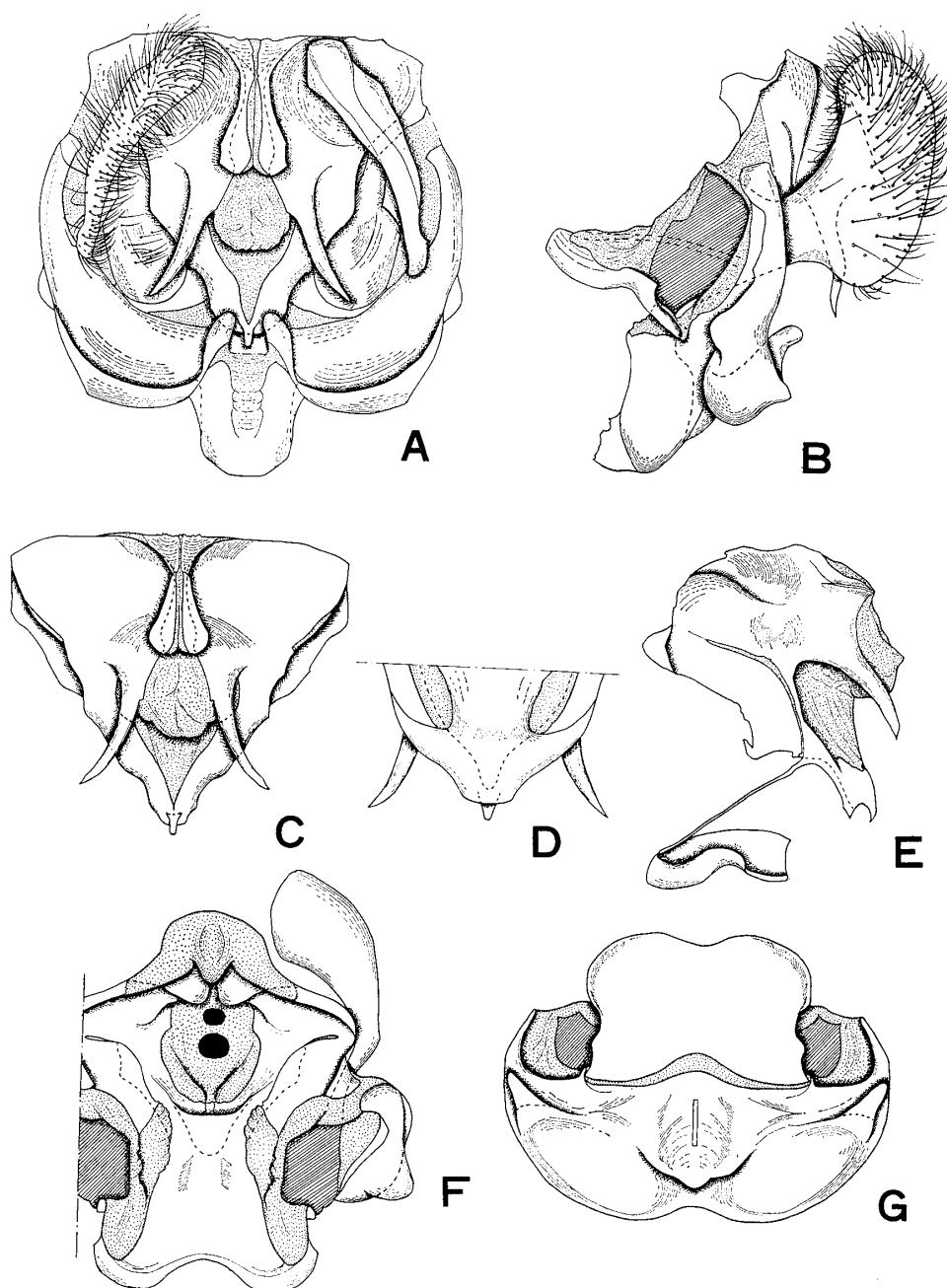
Fig. 6 : Male genitalia of *Hepialus sylvina* (Linnaeus).
A : Male genitalia, most of setae on right half omitted, caudal aspect.
B : Same, lateral aspect.
C : Tegumen, caudal aspect.
D : Ventral extremity of tegumen, showing tips of valvella and ventral wall of mesosome, frontal aspect.
E : Tegumen with tabulatum, lateral aspect.
F : Male genitalia, dorso-frontal aspect.
G : Saccus and tabulatum, ventral aspect.

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan
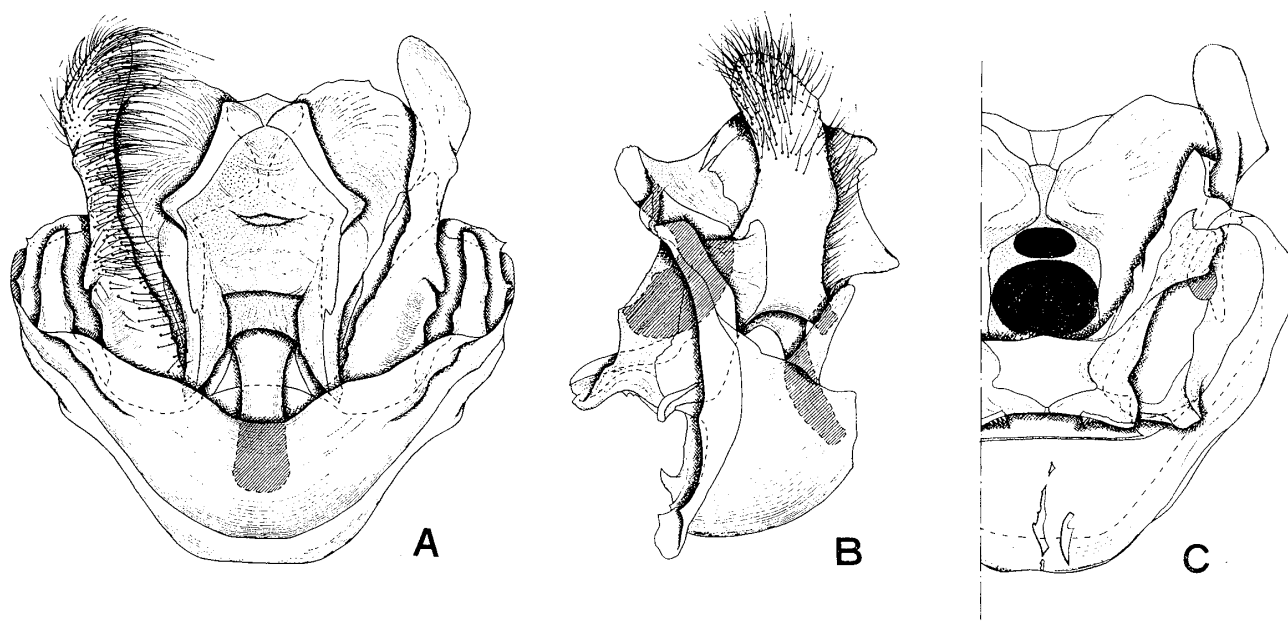
Fig. 7: Male genitalia of *Hepialus fusconebulosa* (De Geer).
A: Male genitalia, most of setae on right half omitted, caudal aspect.
B: Same, lateral aspect.
C: Same, frontal aspect.
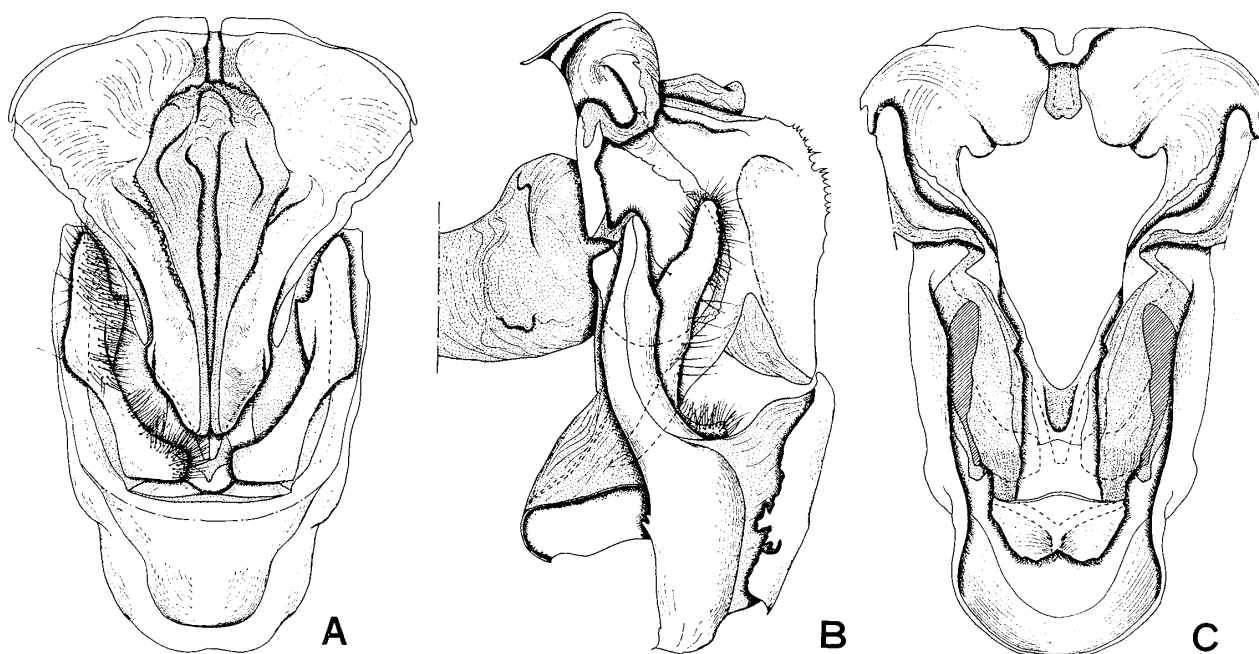
Fig. 8: Male genitalia of *Endoclita excrescens* (Butler).
A: Male genitalia, most of setae on right half omitted, caudal aspect.
B: Same, with sternite VIII, lateral aspect.
C: Same. frontal aspect.

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan

強く突出し，先端は鋭くとがり，腹縁に不規則な鋸歯を生ずる；vinculum は幅広く tegumen とほぼ等長，その後縁は腹中線部の近くに一対の三角形の突起をもつ；saccus は大型．Valva は基部から1/3の部分でほぼ直角に背方へ屈曲し，その先端は丸味をおび twin process の腹縁に達する．Mesosome は中央で融合し，ゆるやかに下方へ曲がり，大きな指状突起を形成する；mesosome の腹域は骨化が弱く，内方へ陥入して tabulatum と融合する．Tabulatum はほぼ正方形で中央部が凹む．Genital opening 周辺の mesosome と valvella の表面には微小なとげが密生する．

2. *Hepialus sylvina* (Linnaeus) (Fig. 6)

本種も前種同様にヨーロッパに広く分布しており，雄の翅の地色が橙色であるために orange swift という英名がつけられている．

Tegumen は後方からみるとほぼ逆三角形；twin process は末端にかけて弱く側方へはり出す；processus momenti は基部が tegumen と融合し，後半部は腹方へ曲がる；valvella は非常に細く，腹方へ突出し，先端は鋭くとがる；vinculum は幅広くほぼU字型，その後縁は腹中線部の近くに一対の小さな突起をもつ；saccus は小型．Valva は大型，前種同様基部から1/3の部分で背方へ屈曲し幅広く拡大し，特に背方へ著しく張り出す；valva 先端は tegumen 背縁に達する．Mesosome は先端に鋭くとがった小突起を生ずる．Tabulatum は幅広く前縁の両端部は丸味をおびる．

3. キタコウモリ *Hepialus fusconebulosa* (De Geer)[11] (Fig. 7)

本種はヨーロッパからウスリー，日本にわたって旧北区に広く分布する．ヨーロッパでの食草としてはワラビが報告されており，幼虫はこの根を食害して，蛹化は地表または地表直下で行われるという．

Tegumen は幅広い；twin process は小さく先端はやや丸味をおびる；processus momenti は中央部で強く腹前方へ曲がり，末端にかけて広がる；valvella は二叉し，背方の突起は短かく三角形状，腹方の突起は細長く下方へ伸び，先端は vinculum の腹縁まで達する；vinculum は幅広く，その側部の後縁から一対の細い突起を生ずる；saccus は大きく，その腹中線部の背壁は体腔側に不規則な鋭い突起を生ずる（m. 78 の付着点）．Valva はかなり長く長さは幅の約3倍，全長にわたってほぼ等幅で，末端はやや細まり，tegumen 背縁を越える；valva の腹縁はほぼ中央部で後方へわずかに突出し，その先端は切断状．Mesosome は大型で強く骨化している．Tabulatum はほぼ長方形で，体腔側に小さな歯状突起が生ずる（m. 78の付着点）．
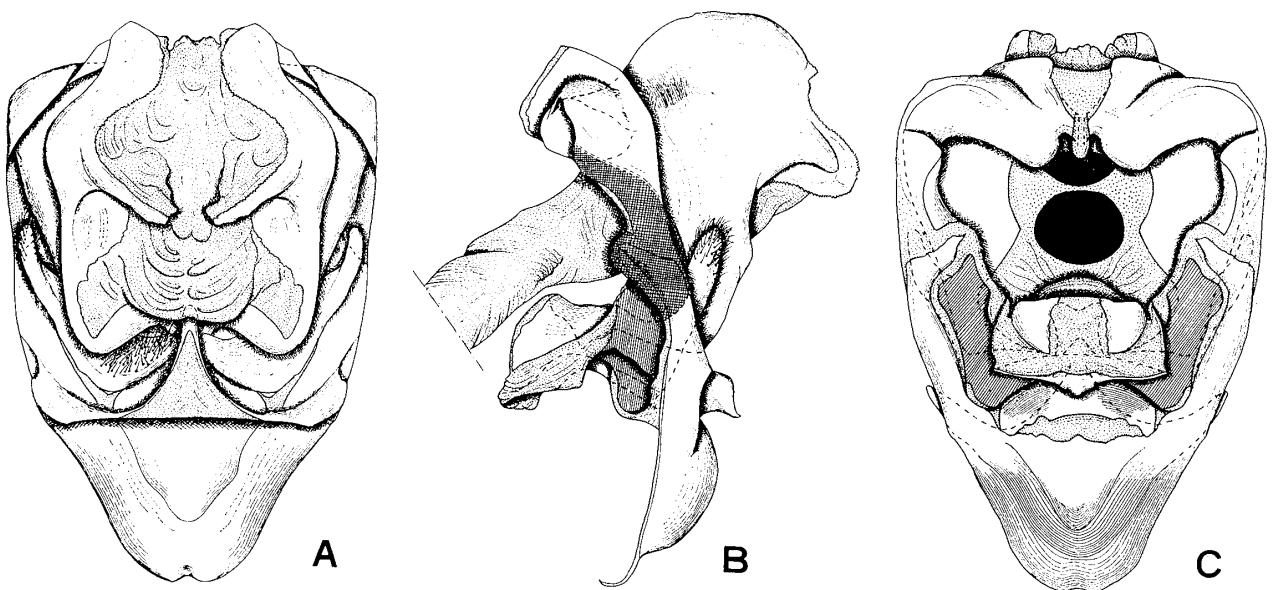
Fig. 9 : Male genitalia of *Endoclita* sp.
A : Male genitalia, most of setae on right half omitted, caudal aspect.
B : Same, lateral aspect.
C : Same, frontal aspect.

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan

4. コウモリガ *Endoclita excrescens* (Butler)[12] (Fig. 8)

Tegumen は非常に大きく，背縁に小さな針状突起が密生している一対の隆起を生ずる； twin process はほとんど発達しない；processus momenti は幅広く，釣針状で，中央部で強く腹方へ曲がり，その先は再び背方へ伸びる；valvella は長く下方へ伸び，先端に向かって細くなり，背縁には外側を向いた鋸歯状突起を列生する；vinculum は tegumen とほぼ等長で，後縁に特別な突起をもたない；saccus は大型で丸味をおびる．Valva は小さく，先端に向かって細くなり，先端は丸くなる．Mesosome は先端近くで融合し，腹面は強く骨化する．Tabulatum は中央部で強く凹み，腹域中央部を走る大きな竜骨状の ridge（m. 78 の付着点）をもつ．

5. *Endoclita* sp. (Fig. 9)[13]

Tegumen は大きく，後方からみると，背方部は左右側壁が後方へ突出し，その背縁と腹縁が中央方向へ丸まって，上下に切れ目のはいった円筒形を呈する； twin process は小型の三角形の隆起で代表され，その背縁と腹縁に微小な鋸歯を生ずる；processus momenti はほぼ直線状で先端がひろがる；valvella は幅広く，先端は丸味をおび，外縁に微細な鋸歯状突起を生ずる；vinculum はV字型，後縁の腹中線部に一本の細長い突起をもち，この突起は内方へ強く曲がる； saccus は大型で末端に向けて徐々に細くなる．Valva は小さく，先端に向かって細くなる．Mesosome はほぼ直角に腹中線方向へ屈曲し，両腕は融合せずに前方へ向かって体腔方向へ陥入し，subgenital crypt の上方でも分離したままである．Tabulatum は中央部で両側縁がやや凹む．

注 釈

1) Suspensorium という名称は現在主にシジミチョウ科のヒメシジミ亜科の種などで使用されており，白水(1960) によると「Tegumen の後方部より diaphragma 上に派生する帯状骨」(p. 1) と定義づけられているが，本来は Eyer によってコウモリガ科と Opostegidae (Monotrysia) での構造を説明するために提案された名称である．

2) Philpott の juxta.

3) Fultura inferior, fultura superior, fultura penis 等の名称は Peterson (1904) が提出したもので，anellus 上の aedeagus 周辺に存在する種々の骨化部のことをさした用語である (Klots, 1970).

4) コウモリガ上科が Monotrysia の構造をとっていないことは以前から指摘されており，最近は Mutuura (1972), Common (1975) らによってランキングの問題等も含めて論議されているが，ここではこの論文のまま引用しておく．

5) Snodgrass (1935 : 99) の意味での telopodite.

6) Gonapophyses の中央基部に存在するプレート (Birket-Smith, 1974d).

7) 最近 Robinson (1977) がまとめたチリ南部とアルゼンチンに分布しているコウモリガ科の一属，*Callipielus* 属の ductus ejaculatorius は開口部付近で5回程おりたたまれており，伸長すると16mmにもおよぶという．このおりたたまれたひだが骨化して，現在 Ditrysia の多くの種にみられる二重構造が形成されたのではないかとも考えられ，興味深い報告である．彼は Philpott の trulleum ならびに付近の骨化部をすべて juxta として処理し，他の名称は従来通りであるため，Table 1 にはとりあげなかった．

8) スイコバネガ科には，骨化した3つの部分からなる特異な phallus が形成されており (Birket-Smith & Kristensen, 1973)，またコバネガ科にもやはり phallus が形成されている (Hannemann, 1957)．ただしこれらはいずれも Ditrysia にみられるような二重構造をとっていない．よって Birket-Smith は，phallus の形成過程に関して，これらはコウモリガ科と Ditrysia の中間段階を示しているようなものでなく，むしろ各々独自の進化の結果を示しているものと考えているようである．

9) Alary muscle とは dorsal diaphragma と背管 (heart) を結合している扇形をした背方横行筋であり，その分布は通常腹部に限定される．

10) 当然のことながら Birket-Smith はこの概念をすべての鱗翅類にあてはめ，これまでの記載用語との対比を主に valva の部分で行なっている (p. 176) (Fig. 3D)．今回はこれについての詳しい紹介は省略した．Birket-Smith は既にアフリカのヒトリガ科のコケガ亜科を扱った論文 (1965) の中でこの処置を行っているが，これは

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan

Sibatani (1972) によって批判されている.

11) *Hepialus* 属を細分する Toll の分類は Inoue (1960) によって紹介されたが，最近 Razowski (1975) によってこれらの細分化された属は再び *Hepialus* 属として統一された. Heath (1976) なども単一の属として扱っている.

12) 井上博士によると，日本に産する *Endoclita* 属の大型のコウモリガの種名に関しては，学名の適用にまだ多くの問題が残されているということであるが（私信），ここでは一応 Tindale (1958) に従っておく.

13) 本種は台湾の廬山温泉で筆者によって採集されたものであるが，Tindale (1958) の *Endoclita sinensis* (Moore) にほぼ一致する. しかし台湾から記載された *E. kosemponis* (Strand) との関係においていくつかの問題が未解決であるため，ここでは *Endoclita* sp. とした.

文 献

Birket-Smith, J. (1965) A revision of the West African eilemic moths, based on the male genitalia. Papers Fac. Sci., Ser. C, Zool. No. 1, Haile Selassie I Univ., Addis Abeba. 161 pp.

Birket-Smith, J. (1971) The abdominal morphology of *Povilla adusta* Navas (Polymitarcidae) and of Ephemeroptera in general. Entomol. Scand., 2 : 139-160.

Birket-Smith (1974 a) Morphology of the male genitalia of Lepidoptera I. Ditrysia. Entomol. Scand., 5 : 1-22.

Birket-Smith (1974 b) Ditto II. Monotrysia, Zeugloptera, and Discussion. Entomol. Scand., 5 : 161-183.

Birket-Smith (1974 c) Ditto III. Appendix : *Cryptophasa lasiocosma* (Xyloryctidae). Entomol. Scand., 5 : 184-188.

Birket-Smith (1974 d) On the abdominal morphology of Thysanura (Archaeognata and Thysanura s. str.). Entomol. Scand. suppl., 6 : 1-67.

Birket-Smith, J. & N. P. Kristensen. (1973) The skeletomuscular anatomy of the genital segments of male *Eriocrania* (Insecta, Lepidoptera). Z. Morphol. Tiere, Berlin, 77 : 157-174.

Common, I. F. B. (1975) Evolution and classification of Lepidoptera. Annu. Rev. Entomol., 20 : 183-203.

Eyer, J. R. (1924) The comparative morphology of the male genitalia of the primitive Lepidoptera. Ann. Entomol. Soc. Am., 17 : 275-328.

Hannemann, H. J. (1957) Die männlichen Terminalia von *Micropteryx calthella* L. (Lepidoptera Micropterygidae). D. Entomol. Z. N. F., 4 (3) : 209-222.

Heath, J. et al. (1976) The moths and butterflies of Great Britain and Ireland. I : Micropterigidae-Heliozelidae. Blackwell Curwen.

Hennig, W. (1953) Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. Beitr. Ent., 3 Sonderheft : 1-85.

Hinton, H. E. (1946) On the homology and nomenclature of the setae of lepidopterous larvae, with some notes of the phylogeny of the Lepidoptera. Trans. R. Entomol. Soc. Lond., 97 : 1-37.

Inoue, H. (1954) Check List of the Lepidoptera of Japan. part I : Micropterigidae-Phaloniidae. Rikusuisha. Tokyo.

Inoue, H. (1960) An unrecorded Hepialid-moth from Japan. Tyō to Ga, 11 (4) : 62-63. (In Japanese with English résumé.)

Inoue, H. (1976) Some new and unrecorded moths belonging to the families of Bombyces and Sphinges from Japan (Lepidoptera). Bull. Fac. Dom. Sci. Otsuma Woman's Univ., 12 : 153-179.

Issiki, S. T. & H. Stringer. (1932) On new oriental genera and species of the Hepialoidea (Lep., Homoneura). Stylops, 1 : 71-80.

Klots, A. B. (1970) Lepidoptera, in "Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects" (ed. S. L. Tuxen), 2nd ed. Copenhagen (Munksgaard). : 115-130.

Matsuda, R. (1957) Comparative morphology of the abdomen of a machilid and a raphidiid. Trans. Am. Entomol. Soc., 83 : 39-63.

Matsuda, R. (1958) On the origin of the external genitalia of insects. Ann. Entomol. Soc. Am., 51 : 84-94.

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan

Matsuda, R. (1976) Morphology and Evolution of the Insect Abdomen. Pergamon Press. Oxford.
Mutuura, A. (1972) Morphology of the female terminalia in Lepidoptera, and its taxonomic significance. Can. Entomol., 104 : 1055-1071.
Nielsen, A. (1957) A comparative study of the genital segments and their appendages in male Trichoptera. Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk., 8 (5) : 1-159.
Pierce, F. N. (1909) The genitalia of the group Noctuidae of the British Islands, Liverpool.
Pierce, F. N. & B. P. Beirne. (1938) The genitalia of the British Rhopalocera and the larger moths. Oundle, Northants.
Philpott, A. (1927) The male genitalia of the Hepialidae. Trans. R. Entomol. Soc. London, 75 : 35-41.
Razowski, J. (1975) Motyle (Lepidoptera) Polski, część II Homoneura. Monografie Fauny Polski. Tom 5 : 1-96, 4 pls.
Robinson, F. S. (1977) A taxonomic revision of the genus *Callipielus* Butler (Lepidoptera : Hepialidae). Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) (Entomol.), 35 (4) : 103-120, 6 pls.
Scudder, G. G. E. (1971) Comparative morphology of Insect Genitalia. Annu. Rev. Entomol., 16 : 379-406.
Sibatani, A. (1972) Male genitalia of Lepidoptera : Morphology and nomenclature IV. Notes on Tuxen's "Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects" : 2nd enlarged edition. J. Lepid. Soc., 26 (2) : 117-122.
白水 隆 (1960) 原色台湾蝶類大図鑑. 保育社. 大阪.
Snodgrass, R. E. (1935) Principles of Insect Morphology. McGraw-Hill. New York.
Snodgass, R. E. (1957) A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. Smith. Misc. Coll., 135 (7) : 1-60.
Stekol'nikov, A. A. (1967) Functional morphology of the copulatory apparatus in the primitive Lepidoptera and general evolutionary trends in the genitalia of the Lepidoptera. Entomol. Rev., Washington, 46 : 400-409.
Tindale, N. B. (1958) Revision of the ghost moths (Lepidoptera Homoneura, Family Hepialidae) part VII. Rec. S. Aust. Mus. Adelaide, 13 : 157-197, 8 pls.

Summary

The male genital structure of Hepialidae has been investigated by many authors, because this family is thought to be one of the most important families in Lepidoptera in discussing the phylogeny of the order. As a matter of fact, the male genital structure of Hepialidae is widely different from that of Ditrysia in several respects. However, the authors who have investigated the male genital structure of Hepialidae have used their own terminology rather ambiguously in their discussions and descriptions and this has led to serious confusion in its terminology.

In this paper I summarized the terminologies proposed by four authors, Eyer (1924), Philpott (1927), Stekol'nikov (1967) and Birket-Smith (1974 b) in Table 1. As a result of my study, I found that terminology of Birket-Smith, which is mainly based on the intrinsic musculature of male genitalia, is the most useful to describe these specializations clearly. Accordingly, I adopted *twin process*, *processus momenti*, *valvella*, *mesosome* and *tabulatum* from his definition and used these in my descriptions of five species of Hepialidae from Europe, Japan and Formosa which were appeared in this paper. The terms, *vinculum*, *tegumen*, *saccus* and *valva*, which have hitherto been commonly used, were also used in this paper.

NII-Electronic Library Service